

LA FONCTION D'APPARENCE CHEZ LES TETTIGONIOIDEA (INSECTES ORTHOPTERES ENSIFERES)

par Yveline LEROY

L'allure générale du corps, la couleur et l'aspect de la livrée, certains comportements et *habitus* reflètent l'originalité d'une espèce animale comme entité vivante en équilibre avec son milieu. Ce milieu comprend deux mondes : un monde inanimé ou monde physique, et un monde animé ou monde des relations animales inter- et intraspécifiques. La réalité externe d'un animal trahit ces deux types de relation avec le milieu.

Certains aspects de la forme du corps indiquent la nature des relations de l'espèce avec les éléments physiques du milieu ; ainsi, la présence d'appendices en forme de pattes suggère la maîtrise d'espaces plats, celle d'appendices plans, la maîtrise d'espaces à trois dimensions.

D'autres caractères de la forme générale de l'animal ne semblent pouvoir n'être compris que considérés sous l'angle des relations entre êtres animés, et en particulier lorsqu'il s'agit d'espèces vivant en milieu éclairé, des relations à point de départ visuel. Ainsi la plupart des particularités pigmentaires, diverses découpures d'appendices, certaines attitudes, divers mouvements ou séquences de mouvements, n'ont de raison d'être que dans la perspective de ces relations visuelles inter- ou intraspécifiques. De tels faits participent à ce que nous convenons d'appeler la « fonction d'apparence ».

Dans le présent travail, nous nous donnons pour tâche de dégager à partir de l'étude générale de plusieurs centaines de sauterelles, les faits qui appartiennent en propre à l'apparence, c'est-à-dire qui coopèrent à la réalisation d'actes s'insérant dans le réseau des relations animales.

Chez les sauterelles, animaux vivant en plein jour en harmonie avec le milieu inanimé et essentiellement végétal qui est le leur, la fonction d'apparence se confond avec l'homochromie mimétique.

Avant d'aborder l'analyse de la fonction d'apparence chez les

Insectes Tettigonioidea il importe de préciser un point de vocabulaire concernant le mot « forme ».

Lorsqu'en français, on parle de la « forme » d'un animal, on introduit, en réalité, une ambiguïté dans le discours. En effet, d'une part la forme évoque une structure d'ensemble, sorte de résumé de la connaissance de l'animal, correspondant à une collection d'images, une synthèse de « représentations », aboutissant à un concept récapitulatif.

Mais d'autre part, la forme d'un animal c'est aussi, *chacune* de ces images ou représentations, telle qu'elle apparaît aux yeux d'un observateur, à un instant donné, sous un angle de visée donné.

Or, dans la mesure où il existe des faits de surface dévolus aux relations visuelles, sorte de faits « d'expression », il y a lieu de considérer l'allure de l'animal, non seulement au niveau d'un concept récapitulatif, mais également — voire essentiellement —, au niveau unitaire des relations visuelles, c'est-à-dire des silhouettes perçues au cours d'une unique visée par un observateur placé sous un certain angle vis-à-vis de l'animal à un moment donné.

La fonction d'apparence d'un animal devra donc être analysée à ces deux niveaux : d'une part, en considérant l'ensemble des faits assurant cette fonction, d'autre part en montrant que la fonction d'apparence exploite fréquemment une face ou un profil préférentiels.

On envisagera successivement, comme participant à la fonction d'apparence : la morphologie, la pigmentation et l'ultrastructure des surfaces « visibles », enfin parmi les comportements, ceux qui accusent ce que la morphologie et la coloration suggèrent déjà. Il sera également fait mention de la distribution des espèces en fonction de la nature du couvert végétal, ainsi que de la répartition temporelle des activités au cours du nyctémère.

Cette étude comparative des « apparences » des sauterelles, Insectes Orthoptères Ensifères Tettigonioidea repose sur l'examen de plusieurs centaines d'espèces. Il s'agit soit d'animaux vivants, observés en France, en République Centrafricaine à la Station Expérimentale de la Maboké et à Trinidad à la William Beebe Tropical Research Station, Arima Valley ; soit d'insectes des collections du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris, du British Museum de Londres, du Musée Royal d'Afrique Centrale de Tervuren ; soit encore de documents iconographiques.

I. — MORPHOLOGIE

Les sauterelles-feuilles ont été décrites avec beaucoup de détails, ainsi que les espèces en forme de brindilles ou stipes de Graminées et celles dont les livrées rappellent les lichens tachetés

ou l'écorce irrégulière des arbres. En fait, ces formes étranges ne sont que des cas accusés de traits morphologiques déjà présents chez des espèces voisines. Chaque genre, famille, groupe d'espèces peut se définir par des types limites qu'une étude de morphologie comparative permet de rattacher à des intermédiaires. Pour se faire, il importe de définir, de manière objective, les types morphologiques. Des coefficients biométriques sont choisis à cet effet car, comme le dit P. PIRLOT, « La biométrie fournit des modes de traiter le problème de l'intégration de l'architecture organique qui sont propres à permettre une compréhension de l'animal dans sa totalité à partir des mesure de ses parties » (1969).

A. — TYPES MORPHOLOGIQUES.

1. Principaux types morphologiques (figures 1 à 5).

Les Tettigonioidea affectent des formes extrêmement variées. A côté du type « sauterelle » classique, on rencontre essentiellement trois groupes de variantes, le type aplati, le type allongé et le type gonflé, qui, en première approximation, se définissent comme suit :

Type « aplati ». Le laminement de l'insecte est soit vertical, soit horizontal. Quand l'amincissement est vertical, la silhouette de l'insecte est une lame dressée sur le support (exemple : *Azamia biplagiata*, divers *Plangia*, *Plangiopsis*, etc.).

Quand l'aplatissement s'accuse dans le plan horizontal, l'insecte apparaît comme collé au substrat (exemple : de nombreux Pseudophyllidae tels que *Stenampyx annulicornis*, *Cymatomera argillata*, divers *Zabalius*, etc.).

Type « allongé ». Certaines espèces sont de forme très allongée, la largeur des élytres est alors très faible, spécialement parmi les Conocephalidae.

Type « gonflé ». Le gonflement se caractérise par un raccourcissement relatif du corps dû au bombement des élytres (exemple : *Corycomima flavescens*, *Physocorypha politurata*, *Hexacentrus inflatus*, *Corycoïdes abruptus*, forme *Karschi*).

2. Expression biométrique des types morphologiques.

Les coefficients calculés pour apprécier l'allongement, l'aplatissement et le gonflement sont les suivants :

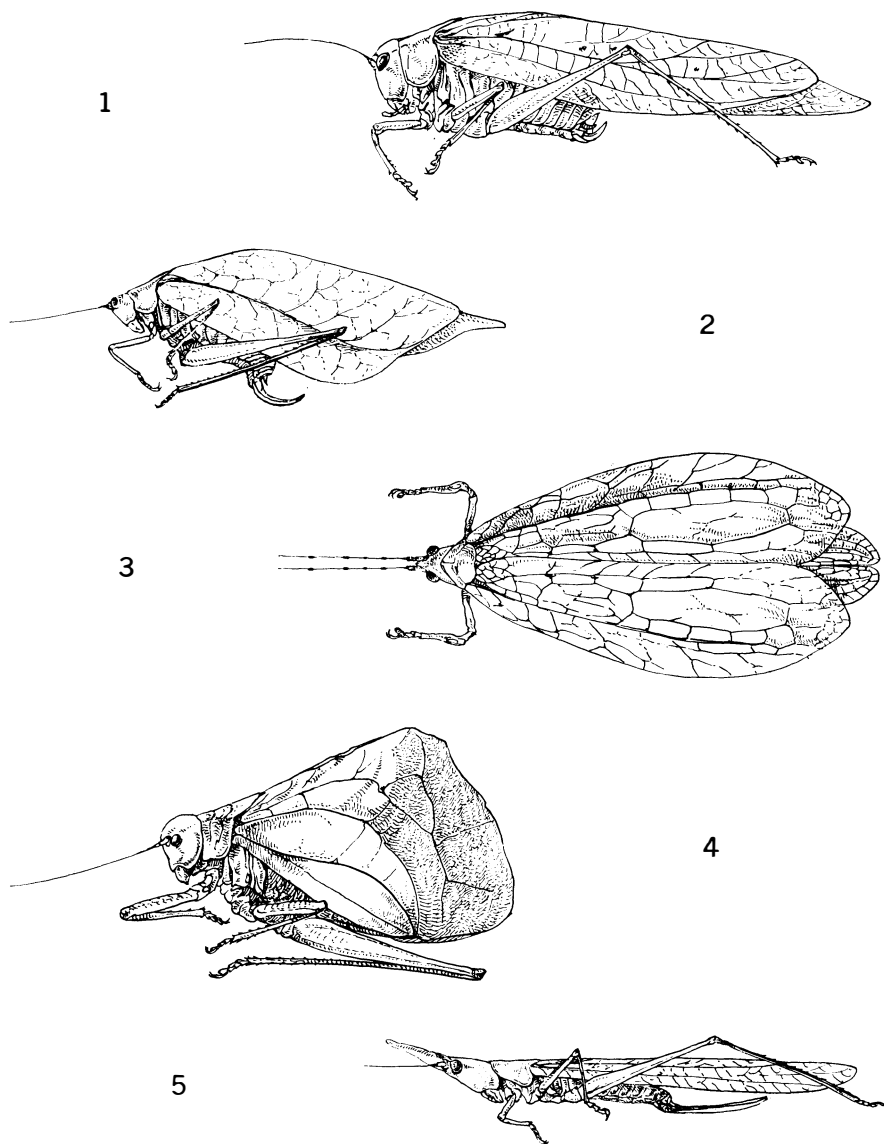
1. — Coefficient élytral E, relatif à la forme des élytres.

Il correspond au rapport des plus grandes largeur et longueur des élytres :

$$E = \text{longueur de l'élytre} / \text{largeur de l'élytre}.$$

Selon les espèces, ce coefficient varie de 1 à 10.

Au-dessous de 4, les élytres sont considérées comme ovales.



LES PRINCIPAUX TYPES MORPHOLOGIQUES :

- Figure 1. — Type « standard » : *Myrlocentrum stigmatum*.
 Figure 2. — Type « aplati verticalement » : *Ctenophlebia azteca*.
 Figure 3. — Type « aplati horizontalement » : *Stenompyx annulicornis*.
 Figure 4. — Type « gonflé » : *Corycoides abruptus* forme *Karschi*.
 Figure 5. — Type « allongé » : *Exocephalus* sp.

Quand ce coefficient est inférieur à 3, ce caractère est particulièrement net.

2. — Coefficient d'aplatissement apparent «Aa».

Le coefficient d'aplatissement apparent est le rapport de la longueur totale du corps (ailes comprises) et de la plus grande hauteur du corps dans le profil de l'insecte :

$Aa = \text{longueur totale du corps (ailes comprises)} / \text{plus grande hauteur du corps.}$

Deux groupes d'insectes se séparent d'emblée :

- a) les espèces dont la plus grande hauteur du corps correspond à la plus grande largeur des élytres,
- b) les espèces dont la plus grande hauteur se situe au niveau du thorax (la mesure se fait alors à partir de l'articulation coxale du fémur de la patte métathoracique).

Les espèces de la première catégorie ont l'aspect d'une lame.

Parmi les espèces de la seconde catégorie, deux groupes sont distingués selon les valeurs de Aa :

- a) le coefficient d'aplatissement apparent est inférieur à 5 et les espèces sont dites « standard »,
- b) le coefficient Aa est supérieur à 5 et les espèces sont « plates ».

3. — Coefficient d'étroitesse apparente «Ea».

Le coefficient d'étroitesse apparente est le rapport de la longueur totale du corps (ailes comprises) et de la plus grande largeur du corps (niveau du thorax le plus généralement).

$Ea = \text{longueur totale du corps (ailes comprises)} / \text{plus grande largeur du corps.}$

Les valeurs de ce rapport s'échelonnent jusqu'à 12.

Au-dessus de 9, les espèces sont « étroites ».

Entre 7 et 9, les espèces appartiennent au type « moyen ».

En-dessous de 7, les espèces sont considérées comme « larges ». Dans cette catégorie se rangent nombreux Pseudophyllini et Cymatomerini très aplatis.

4. — A l'aide de ces trois coefficients, on obtient une définition biométrique des types de formes rencontrées chez les Tettigonioides.

- Quand le coefficient élytral est faible,
le coefficient d'aplatissement apparent faible,
le coefficient d'étroitesse apparente faible,
il s'agit de formes du type « gonflé » ($E \searrow Aa \searrow Ea \searrow$).

- Quand le coefficient élytral est faible,
le coefficient d'aplatissement apparent faible,
le coefficient d'étroitesse apparente moyen ou élevé,
les espèces sont de type « aplati » dans le sens vertical (E↘ Aa↘ Ea↗).
- Quand le coefficient élytral est faible,
le coefficient d'aplatissement apparent moyen ou élevé,
le coefficient d'étroitesse apparente faible,
cette définition correspond à des formes larges du type « aplati » dans le sens horizontal (E↘ Aa↗ Ea↘).
- Quand le coefficient élytral est moyen ou élevé,
le coefficient d'aplatissement apparent moyen ou élevé,
le coefficient d'étroitesse apparente moyen ou élevé,
on a affaire à des espèces de formes « allongées » (E↗ Aa↗ Ea↗).

En résumé :

TYPE	E	Aa	Ea
gonflé	↘	↘	↘
aplati verticalement	↘	↘	↗
aplati horizontalement	↘	↗	↘
allongé	↗	↗	↗

Pour faciliter l'étude comparative des formes, les trois coefficients biométriques précédents sont regroupés en un schéma de forme triangulaire. Chaque type morphologique est représenté par un triangle de nature différente (dessins I à VI, figure 6).

Les trois coefficients sont portés sur trois axes perpendiculaires : verticalement : le coefficient élytral (E), sur les axes horizontaux, à gauche : l'aplatissement apparent (Aa) ; à droite : l'étroitesse apparente (Ea).

Le coefficient élytral va croissant vers le haut, les coefficients d'aplatissement et d'étroitesse apparents croissent vers le point commun aux trois axes.

— Lorsqu'un insecte est « allongé », la base de son triangle de représentation est très étroite. Les côtés élevés sont plus ou moins identiques. La figure se rapproche d'un triangle isocèle effilé.

— Pour une sauterelle du type « standard », la figure de représentation se rapproche d'un triangle équilatéral.

— Pour les Sauterelles-feuilles aplaties verticalement, la hauteur du triangle est faible, le côté gauche très incliné, tandis que le côté droit est d'inclinaison faible ou moyenne.

— Type « aplati » horizontalement : La hauteur du triangle qui représente le coefficient élytral est moyenne ou élevée. Le côté gauche correspond au coefficient d'aplatissement apparent est très peu incliné. Au contraire, le côté droit est très en pente, indiquant un coefficient d'étroitesse apparente très faible.

— Type « gonflé » : La hauteur du triangle de représentation est faible. Le coefficient élytral se rapproche de l'unité, les élytres n'étant guère beaucoup plus longues que larges. Ces espèces ne sont ni aplaties, ni étroites, mais hautes et larges, c'est-à-dire « gonflées ». Les coefficients d'aplatissement et d'étroitesse apparents sont très bas. Les côtés du triangle de représentation très inclinés et de manière grossièrement identiques, donnent à la figure l'apparence d'un triangle isocèle très aplati.

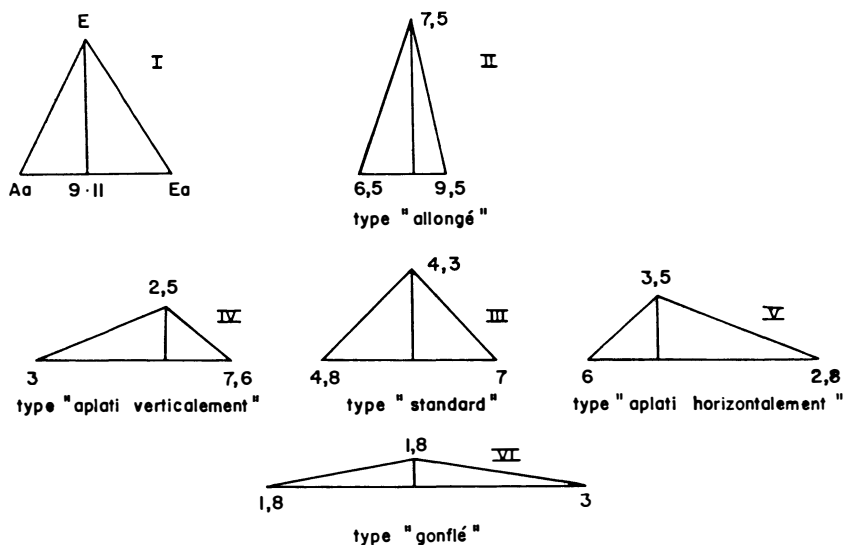


Figure 6. — I. Représentation schématique des types morphologiques de Sauterelles. E : coefficient élytral, Aa : aplatissement apparent, Ea : étroitesse apparente.

II. — *Exocephalus* sp., type « allongé ».

III. — *Myllocentrum stigmatosum*, type « standard ».

IV. — *Ctenophlebia azteca*, type « aplati verticalement ».

V. — *Stenampyx annulicornis*, type « aplati horizontalement ».

VI. — *Corycoides abruptus* forme *Karschi*, type « gonflé ».

Ainsi, peut-on ramener l'ensemble des formes rencontrées dans le groupe des Tettigoniöidea à cinq types morphologiques principaux qui sont indépendants des dimensions réelles des animaux. Les élytres prenant une place importante dans les définitions proposées, seuls les adultes se trouvent caractérisés par cette méthode. Les larves et les espèces dépourvues d'élytres doivent être considérées à part.

3. Répartition systématique des types morphologiques.

On rencontre des formes très variées dans l'ensemble du groupe Tettigoniöidea, mais chaque famille a ses dominantes.

Chez les Conocephalidae, l'ensemble des espèces est du type « allongé ». Un cas de gonflement est signalé chez le *Litroscelinae*, *Hexacentrus inflatus*.

Chez les Ephippigeridae, les ailes et les élytres sont courts ou absents. Ces espèces ne sont donc pas étudiées ici.

Chez les Meconemidae, une différenciation dans le sens d'un allongement est fréquent.

Chez les Mecopodidae, le type classique de « sauterelle » est respecté dans la plupart des cas. A signaler un cas d'aplatissement dans le sens vertical chez *Corycoides abruptus* et d'une espèce ayant un aspect globuleux (*Corycoides abruptus* forme *Karschi*).

Chez les Phaneropteridae, la silhouette classique de sauterelle est la plus fréquente. Cependant, on rencontre des espèces aplaties verticalement, avec élargissement des élytres. Ailleurs, c'est l'allongement qui domine. Enfin, dans les genres *Corycomina* et *Physocorypha*, les élytres sont élargis et bombés donnant aux insectes l'aspect de petites coques vertes et galbées.

Chez les Pseudophyllidae, la forme sauterelle classique est réalisée dans de nombreux cas. L'allongement est caractéristique chez certains genres : *Lichenochrus*, *Paralichenochrus*, etc. L'originalité morphologique de plusieurs tribus de cette famille réside dans l'aplatissement horizontal de la silhouette du corps. Ce caractère, très particulier, ne se rencontre dans aucune autre famille de Tettigoniöidea.

B. — DÉTAILS MORPHOLOGIQUES.

Si les proportions du corps donnent à l'animal telle ou telle silhouette, celle-ci est parfois modifiée par de petits détails morphologiques et ce, dans le sens d'une accentuation du type morphologique en cause. En voici quelques exemples :

1. Rostre.

Chez de nombreuses espèces de Conocephalidae, et comme ce terme l'exprime lui-même, la tête porte antérieurement un pro-

longement effilé. La silhouette allongée de l'insecte est accusée par ce détail morphologique.

Le rostre participe donc à la réalisation de l'apparence chez ces insectes. On ne connaît d'ailleurs aucun autre rôle à ce prolongement céphalique.

2. Dilatation des fémurs des pattes antérieures.

Chez quelques espèces de Sauterelles, essentiellement des Pseudophyllidae, les fémurs des pattes antérieures sont dilatés vers l'extérieur. En position d'immobilisation, les fémurs s'accroissent aux faces latérales de la tête. Ainsi se réalise une augmentation de la surface de la partie antérieure de l'animal, qui va de pair avec l'aplatissement des élytres contre le substrat (Fig. 7, 4).

Ces dilatations fémorales appartiennent au cortège des faits morphologiques qui concourent à la réalisation de la fonction d'apparence de ces Pseudophyllidae en favorisant une augmentation de la surface visible de l'animal plaqué au substrat en position d'immobilisation.

3. Gauchissement des élytres.

Diverses espèces appartenant à des familles très différentes sont du type « gonflé ». Il s'avère que ce type morphologique n'est lié qu'au seul gauchissement des élytres — au point qu'en systématique on hésite parfois à accorder le statut d'espèces à de telles formes manifestement dérivées de formes plus banales. Dans le cas des *Hexacentrus*, la forme gonflée a acquis le rang d'espèce : *H. inflatus*, alors que dans le cas des *Corycoïdes*, les formes plates et gonflées sont toutes deux désignées *C. abruptus*, les individus « gonflés » rattachés à la « forme Karschi ».

Aucune étude génétique ne permet de trancher la question. Il est clair seulement que le gauchissement des élytres est une acquisition secondaire. Cette particularité des élytres modifie considérablement la silhouette de l'insecte.

4. Découpage des élytres.

Le contour des élytres est chez quelques espèces très irrégulier, altérant sensiblement leur forme. Ces élytres découpés se rencontrent essentiellement chez les espèces du type morphologique « aplati verticalement », c'est-à-dire que, seul, ce type morphologique a pu être le support d'un tel modelage. On rencontre ces formes dans des familles aussi différentes que les Phaneropteridae, Pseudophyllidae ou Acridoxenidae.

C. — FACE PRÉFÉRENTIELLE.

La distinction établie précédemment entre « forme = représentation récapitulative », et « forme = silhouette unitaire » est

ici utile pour montrer comment s'articulent les détails structuraux par rapport à la morphologie globale.

L'homochromie mimétique prend sa pleine signification chez la Sauterelle au repos ou lorsqu'elle exécute des mouvements pour se mettre en position d'immobilisation, ou encore qu'elle ébauche une fuite dissimulée.

1. *Principe.*

La sauterelle peut apparaître aux yeux d'un observateur sous divers angles. Les points de vue sont en réalité, en nombre infini, mais on peut n'en retenir que trois essentiels :

1. l'observation de face,
2. l'observation de profil,
3. l'observation « par-dessus ».

Dans les deux premiers cas, l'œil de l'observateur est supposé au même niveau horizontal que l'insecte.

Pour simplifier, les effets de perspective sont laissés pour compte, seuls les contours absolus et les caractères de la face observée sont retenus.

2. *Résultats.*

Quel que soit le type morphologique auquel elle appartient, une sauterelle vue de face ne présente pas de contours très explicites. Ce n'est qu'exceptionnellement chez quelques espèces seulement, qu'en cas de danger que la sauterelle adopte une attitude de parade qui précisément modifie considérablement son allure vue de face (Y. Leroy, 1971 a).

Chez les sauterelles de types « globuleux » ou « allongé » le « rendu » des contours est approximativement le même quel que soit l'angle d'observation. Chez ces formes, le passage d'une partie du corps à une autre se fait sans dénivellation nette. Il se réalise une sorte de « fondu » dissimulant les parties au profit de l'unification de la silhouette-mime.

Chez les sauterelles du type standard on distingue nettement les différentes parties du corps : tête, thorax, abdomen, divers appendices. L'insecte est très différent selon qu'il est vu par dessus ou de profil. Mais sous ces deux angles d'observation, les différentes parties du corps sont également distinguables.

Chez les sauterelles en lame dressée, la silhouette vue par dessus est peu significative, au contraire le profil est très explicite. L'inverse se produit chez les sauterelles aplaties contre le substrat : vues de profil, elles sont réduites à une bosselure assez neutre, vues par-dessus, la forme est très explicite.

Ainsi, selon son type morphologique, la sauterelle présente ou bien un rendu assez semblable quel que soit l'angle d'observation ou, au contraire, n'est explicite que pour un point de visée donné.

Or, on constate que les détails morphologiques difficilement interprétables en première approximation, tels que rostre, dilata-tions le long des pattes, découpures ou torsion des élytres... accentuent précisément le contour le plus caractéristique de l'animal ou parachèvent le rendu de la silhouette.

On constatera que, comme les détails morphologiques, les détails pigmentaires et diverses positions des appendices ne peuvent être interprétés que considérés par rapport à la face la plus mimétique.

D. — REMARQUES.

Il y aurait lieu de poursuivre cette analyse des détails morphologiques et d'établir, d'une part, les parentés phylétiques et, d'autre part, les corrélations morphologiques entre espèces présentant des différenciations mineures identiques.

Mais les quelques exemples cités ci-dessus suffisent à montrer qu'il existe des relations entre les détails morphologiques et la forme globale de l'insecte et que ces détails accusent dans bien des cas le type morphologique suggéré par la silhouette globale et ce, soit à l'intérieur d'une même famille (cas des *Conocephalidae*), soit chez des espèces ne présentant aucune parenté systématique (cas des formes « gonflées »).

Il apparaît donc, qu'indépendamment de la phylogénie, il existe des convergences morphologiques, mettant en cause, non seulement la silhouette générale des animaux, mais en outre des détails morphologiques secondaires qui ne peuvent être compris que comme éléments de participation à la fonction d'apparence.

II. — PIGMENTATION

La plupart des sauterelles sont vertes ou brunes. L'homochromie simple, telle que l'animal se présente avec une livrée entièrement verte ou entièrement brune, est relativement rare. En fait, l'homochromie est, dans la plupart des cas, d'une extrême complexité, maints détails ornementaux se surajoutant à la pigmentation de fond.

Chez les *Tettigonioides*, la pigmentation de l'imago est relativement stable. Quelques variations sont cependant à signaler.

A. — COMPOSITIONS PIGMENTAIRES.

Les teintes des livrées des *Tettigonioides* sont toujours franches chez les insectes vivants. Il est important de le souligner car cette caractéristique est généralement très altérée sur les spécimens secs de collection et maints détails relatifs à la pigmentation échappent nécessairement à ceux qui n'étudient que des animaux naturalisés.

1. Somatolyse.

Dans son acception habituelle, le terme de somatolyse s'applique au fait que des ornements voyants ont pour effet d'estomper les contours du corps et de dissimuler l'ensemble de l'animal. Nous appliquons ici ce terme non pas seulement à la dissimulation de l'ensemble de l'animal, mais aussi à des parties du corps.

a) *Pigmentation différentielle des tarsi.* Chez de nombreuses espèces vertes ou brunes, les tarsi sont d'une teinte différente de celle de l'ensemble de la livrée. Le plus souvent, les tarsi sont bruns ou noirs. Chez quelques espèces, ils sont blancs ou même rouges. Dans le premier cas, les tarsi ne sont guère visibles, dans le second, ils sont très voyants et apparaissent comme autant de points brillants indépendants (cas des tarsi rouges de *Vestria viridis*).

b) *Pigmentation différentielle de la tête.* Chez *Vestria viridis* (Agroecinae de Trinidad), la tête est entièrement d'un jaune orangé vif qui tranche avec le reste de la livrée verte de l'animal.

c) *Altération de l'aspect tripartite du corps de l'insecte.* La séparation du corps en ces trois parties constitutives — tête, thorax, abdomen — est plus ou moins visible selon le mode de répartition des pigments. Certaines bandes claires, s'étendant longitudinalement depuis la partie antérieure de la tête jusqu'à l'extrémité des élytres, estompent la composition tripartite du corps de l'insecte.

Lorsque la pigmentation est de même nature sur le dessus de la tête, du thorax ou de l'abdomen, ces trois parties semblent, lors d'une vision rapide, ne faire qu'un seul tout. Ceci est particulièrement net chez les espèces dont la livrée est bigarrée, marbrée (*Enochletica ostentatrix*, *Dysonia simplicipes*).

Ces quelques exemples montrent comment la pigmentation intervient pour altérer la silhouette conforme à la morphologie constitutive de l'insecte, et conférer à celui-ci une apparence qui se délie des données structurales.

2. Homochromie.

Les Tettigonioidae réalisent diversement l'harmonie pigmentaire de leur livrée avec les teintes des végétations environnantes.

Les couleurs dominantes sont les bruns et les verts. L'homochromie se réalise, soit de façon uniforme, soit par juxtaposition de taches de couleurs différentes. Les livrées sont uniformément vertes chez nombreuses Phaneropteridae et Conocephalidae, uniformément brunes chez quelques Mecopodidae.

Ailleurs les livrées sont bigarrées, chinées, marbrées et parfois évoquent, soit les lichens (*Gelatopoia bicolor*, *Dysonia simplicipes*), soit des rhytidomes (*Cymatomera argillata*).

3. Sauterelles *Ptérochrozées* et assimilées.

Il n'est pas rare de rencontrer des espèces dont la livrée est « tachée » çà et là par des pigments jaunâtres ou noirâtres de répartition mal définie. On a beaucoup écrit sur ces moissures feintes ; nous ajouterons seulement que ces particularités apparaissent plutôt chez des espèces appartenant au type morphologique « aplati verticalement » et ce, indépendamment de la famille en cause, puisque ces faits se rencontrent aussi bien chez des Pseudophyllidae que des Phaneropteridae.

B. — VARIATIONS PIGMENTAIRES.

Chez les Tettigonioidea, il n'y a pas de variations rapides de la pigmentation comme il en existe chez divers Phasmes — ou Caméléons — mais il y a lieu de signaler deux catégories de faits relatifs à la pigmentation tégumentaire : la variation circadienne de la couleur des yeux et l'existence de différentes « phases » chez quelques espèces.

1. Variation circadienne de la pigmentation oculaire.

Chez certaines Tettigonioidea, il existe des variations dans la répartition des pigments au cours du nyctémère. Cette modification ne se fait qu'au niveau des yeux composés. Les yeux sont noirs à l'obscurité, verts ou de la couleur de la tête à la lumière.

La migration des pigments dépend de l'énergie lumineuse agissante. Cette migration est plus ou moins rapide mais jamais immédiate. Elle ne s'effectue pas nécessairement à la même vitesse pour les deux yeux, qui ne sont pas toujours exposés de la même manière aux rayons lumineux. Au niveau de chaque œil, les ommatidies ne changent pas de couleur de manière absolument synchrone.

La quantité d'énergie lumineuse empêchant le passage à la pigmentation noire de nuit est très réduite ; elle correspond à l'énergie lumineuse distribuée par la pleine lune dans un ciel sans nuages.

Lorsque cette variation de pigmentation ne se fait pas, le comportement des animaux se modifie, en particulier, ils sont insensibles à toute attraction lumineuse — c'est-à-dire qu'ils ne présentent aucune réaction phototaxique réaction qui, chez ces espèces, n'apparaît que si les yeux sont noirs.

Ce phénomène a été observé chez les espèces suivantes :

Ceraia hemidactyla, *Ctenophlebia azteca*, *Euthyrachis* sp., *Microcentrum pallidum*, *Pycnopalpa bicordada*, *Exocephalus* sp., *Neoconocephalus* sp., *Moncheca bisulca*, *Vestria viridis*.

2. Variations pigmentaires d'une mue à la suivante.

Quelques espèces de Tettigonioides sont connues sous deux variantes pigmentaires, l'une brune, l'autre verte. Tel est le cas par exemple pour diverses espèces de *Neoconocephalus*.

Il est facile, dès lors qu'on dispose de quelques larves de ces espèces, d'obtenir des individus bruns ou verts si au cours de l'intermue ces insectes sont soumis à l'effet de quantités d'énergie lumineuse faibles (insectes verts) ou fortes (insectes bruns). Or, en forêt, on ne récolte que des formes vertes, alors qu'en prairie, on rencontre les deux formes.

L'analyse des pigments en cause est à l'étude, mais d'ores et déjà il semble qu'on puisse comparer ces faits à ceux rencontrés chez les Mantes Religieuses, insectes pour lesquels on connaît les réactions chimiques à l'origine de la couleur des livrées. Chez *Mantis religiosa*, les colorations vertes sont dues à des chromoprotéines dont le groupement prosthétique est de la biliverdine IX α . Les différentes colorations brunes hypodermiques de *Mantis religiosa* proviennent de l'oxydation de la biliverdine en pigments tétrapyrroliques bruns sous l'action de l'irradiation lumineuse.

Ainsi les variations de livrée de *Mantis religiosa* obéissent à un système biochimique d'oxydoréduction de pigments tétrapyrroliques sous la dépendance de chacune des composantes de l'irradiation lumineuse. Une mante venant de muer dans une touffe épaisse de la garrigue sera verte. Si elle a subi une irradiation lumineuse intense sur une partie dénudée de la prairie, elle deviendra brune. L'insecte réagit aux conditions microclimatiques locales et momentanées, qui réalisent à cet endroit précis un microbiotope différent du biotope général (M. VUILLAUME, 1966).

C. — PIGMENTATION ET FACE PRÉFÉRENTIELLE.

Les faits de pigmentation, ou bien rompent la silhouette de l'insecte par des contrastes inattendus (somatolyse), ou bien, homogénéisent la surface visible de la sauterelle grâce, soit à une livrée de teinte uniforme, soit à une livrée uniformément bigarrée ou marbrée.

Dans de tels cas le « rendu » est à peu près identique quelle que soit la face observée. Aucun profil, aucune face n'est ni très différente ni plus explicite que les autres.

Chez les espèces du stype standard, il n'est pas rare que les profils présentent une teinte homogène, verte ou brune, et que l'insecte vu par-dessus apparaisse tout autre, en raison d'une opposition de teinte [livrée verte, dos brun chez *Hexacentrus*

dorsatus par exemple fig. 8 (6)] ou taches distinctes blanches ou noires sur le thorax ou le triangle de recouvrement des élytres (1).

Enfin il semble bien que les subtilités de pigmentation, telles que plages claires se dessinant comme une moisissure ou le résultat de l'attaque de la feuille par une chenille mineuse soient spécialement développées chez les espèces du type « aplati verticalement », c'est-à-dire celles qu'on qualifie de sauterelles-feuilles — dont les profils sont de beaucoup les silhouettes les plus caractéristiques chez chacune de ces espèces.

En fait ces sauterelles-feuilles ne sont pas seulement homochromes mais imitent, avec plus ou moins d'exactitude, de véritables feuilles, tant par le contour des profils, que la disposition des nervures alaires.

De tels insectes sont nettement en relief sur le substrat sur lequel ils se posent et se trouvent ainsi a priori en position plus exposée que les espèces plus plates.

Pour comprendre le pourquoi d'un tel perfectionnement il faut situer le phénomène dans l'optique de la relation « *apparence-vision* ». A cet égard il est nécessaire de rappeler quelques notions relatives au processus de visée attentive. L'attention procède par étape. Mise en éveil par un premier indice, elle scrute le déjà perçu afin d'y découvrir ce qui pourrait encore y être découvert jusqu'à la reconnaissance d'un objet déjà expérimenté ou apparenté. « L'attention détaille l'objet et vise à le détailler plus encore » (R. PASSERON, 1962).

Dès lors, que les sauterelles-feuilles qui se dressent sur le support ne soient pas seulement homochromes des feuillages qui les entourent, mais en outre les imitent fidèlement, est dans la logique des relations apparence-vision. Plus l'insecte est exposé, plus son jeu mimétique doit être poussé, afin qu'il ne soit pas trop rapidement démasqué lors de la visée attentive de l'observateur.

III. — ULTRASTRUCTURE

Les diverses espèces de Sauterelles se présentent dans la nature sous des aspects très variés. Leurs téguments vont des plus diaphanes aux plus coriaces, des plus veloutés aux plus luisants, dans des teintes dont les dominantes ont les verts et les bruns. Une démarche a été tentée pour l'établissement d'une correspondance entre l'aspect macroscopique des téguments des parties « apparentes » des Insectes Orthoptères Tettigonioides et l'ultra-

(1) Il n'est pas impossible que ces taches aient un rôle dans la reconnaissance sexuelle car chez plusieurs espèces, ces taches n'existent que chez les mâles, les femelles étant entièrement vertes ou brunes.

structure des surfaces correspondantes (Y. LEROY, 1972). Cette étude nécessite l'utilisation du microscope électronique à balayage, instrument permettant l'observation en relief, à de forts grossissements, d'objets durs, épais et opaques, comme le sont la plupart des téguments d'Insectes Orthoptères.

A. — PROTOCOLE D'INVESTIGATION.

Des études préliminaires sur l'ultrastructure des surfaces tégumentaires d'insecte ont montré que les revêtements épicuticulaires de l'enveloppe corporelle ne sont pas uniformes. Les diverses parties du corps sont caractérisées par des surfaces d'autant plus différenciées qu'elles appartiennent à des organes plus spécialisés.

Les « *unités structurales élémentaires de revêtement* » constitutives de ces surfaces sont hexagonales et juxtaposées au niveau des parties du corps sans rôle privilégié ; elles prennent des formes d'écailles, de dents ou de massues lorsqu'elles revêtent la surface utile d'organes assurant une fonction déterminée, tel qu'oviscape, appareil stridulatoire ou surface portante des pattes... (Y. LEROY, 1971, b).

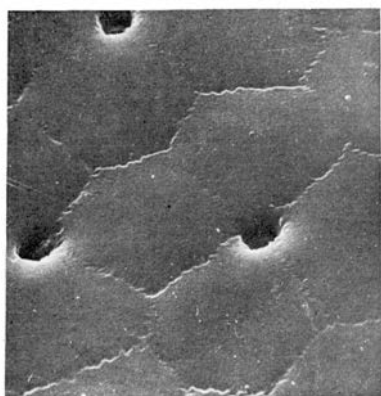
Dans cette note consacrée à l'étude ultrastructurale des téguments des parties « apparentes » des Sauterelles, il n'est fait mention que des seules surfaces immédiatement visibles : le dessus de la tête et du thorax, la face externe des élytres. En fait, chez la plupart de ces insectes, les élytres constituent à eux seuls 80 à 90 % de la partie visible de l'animal au repos. Ces appendices sont donc les plus représentatifs de l'insecte en tant que réalité apparente.

B. — RÉSULTATS [Fig. 7 (1 à 6)].

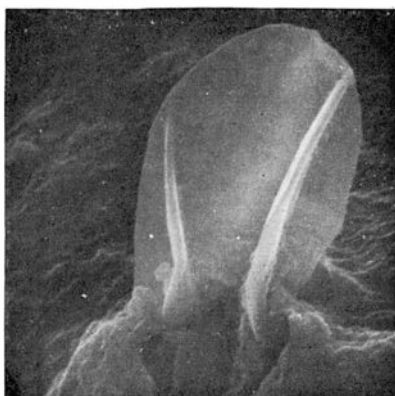
Les éléments ultramicroscopiques en relief assurent aux téguments un aspect sinon velouté, du moins d'une certaine matité (exemple : *Zeuneria melanopeza*, *Cestromoecha tenuipes*, *Phaneroptera nana sparsa*, *Ph. falcata*, *Tropidophrys amydra*, *Anoedopoda erosa*, *Mustius afzelii*).

Des surfaces *lisses* dépourvues d'écailles en relief et de granulations apparaissent « brillantes » lorsque les téguments sont minces et peu, ou pas, pigmentés (exemple : *Tropidophrys amydra*, *Anoedopoda erosa*). Lorsqu'elles sont éclairées, elles reflètent la lumière comme un miroir. Lorsque les téguments sont épais et pigmentés, les élytres sont « luisants » (exemple : *Physocorypha politurata*).

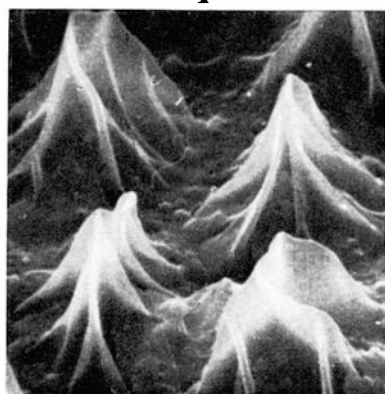
Les élytres à *pavage apparent* sont « opaques » quand les écailles sont épaisses et plus ou moins en relief (exemple : *Bicolorana bicolor*, *Roeseliana roeseli*) ; ils sont translucides quand les écailles, très plates, se juxtaposent sans se chevaucher (exem-



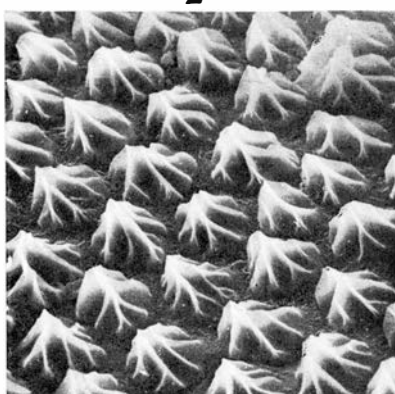
1



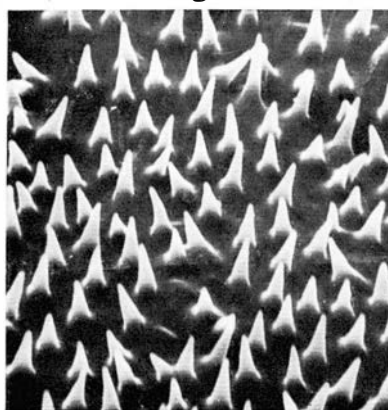
2



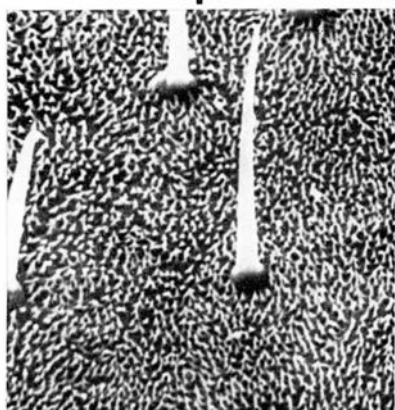
3



4



5



6

ULTRASTRUCTURES TEGUMENTAIRES

Figure 7 (1). — Surface lisse et brillante de l'élytre de *Physocorypha politurata*

Figure 7 (2 à 6). — Diverses ultrastructures responsables de l'aspect mat :

(2). — *Zeuneria melanopeza*, fine excroissance ovoïde plissée (X 3800).

(3). — *Phaneroptera nana sparsa*, replis diaphanes (X 2400).

(4). — *Cestromoecha tenuipes*, excroissances diaphanes plissées en cônes.

(5) et (6). — *Mustius afzelii*, tapis de pinnules.

ple : *Ceraia hemidactyla*, *Ctenophlebia azteca*, *Exocephalus* sp., etc.).

Chez certaines espèces, les élytres apparaissent à l'œil nu, finement réticulés ou ridés (exemple : *Vestria viridis*) ou bien *gaufrés* (exemple : *Physocorypha politurata*, *Myloccentrum stigmatosum*).

Ainsi, il s'avère que l'ultrastructure des surfaces visibles est différenciée pour donner aux insectes un aspect mat, velouté ou luisant, homogène ou bigarré, qui ne sont pas sans analogie avec les surfaces végétales qui elles, on le sait, sont recouvertes de revêtement cireux d'ultrastructure variée.

IV. — COMPORTEMENT

Le comportement de n'importe quel animal diffère selon que celui-ci se sent libre, ou observé, ou menacé. Son apparence varie selon ces états. Dans le premier, l'animal paraît ce qu'il est ; s'il mange, il mange. Dans tous ces cas, son identité se trahit par un certain nombre de caractères, tels que sa silhouette, ses dimensions, sa couleur, sa démarche, etc. Lorsque l'animal se sent « repéré », il réagit par un comportement qui tend à le libérer des stimulations gênantes. Il tente alors de se soustraire à l'agent observateur — perturbateur — soit par la fuite, soit en adoptant une position appropriée le faisant fondamentalement changer d'allure, l'animal pouvant alors exhiber des coloris voyants inattendus, soit en s'immobilisant. Seule cette dernière éventualité est considérée ici.

Chez les Tettigonioidea, l'immobilité à la suite d'une alerte de faible intensité est un fait très général. C'est dans cette attitude d'immobilisation que l'homochromie et l'homotypie prennent leur entière signification et que l'apparence se réalise comme fonction dans sa plus grande perfection.

L'harmonie avec le milieu, ou mimétisme avec le milieu, est complexe et différents mouvements y participent : mouvements des appendices, coadaptations, fuite dissimulée.

L'ensemble des mouvements exécutés dans les cas précités le sont toujours de manière extrêmement discrète, sans déplacement brusque de l'ensemble du corps.

A. — MOUVEMENTS DES APPENDICES.

L'animal se distingue d'un végétal par la possibilité de se déplacer selon un mouvement orienté et par suite, de s'affirmer comme un axe antéro-postérieur mu dans un sens bien défini par des appendices locomoteurs articulés et mobiles. Dans la mesure où la tête et les pattes sont les parties signifiantes de l'état « animal mobile », il y a lieu de les dissimuler, si la « stratégie » de l'espèce est de s'harmoniser avec le milieu pendant la journée afin d'échap-

per aux prédateurs. Par ailleurs, si l'homochromie est de rigueur, la dissimulation des teintes vives participe aussi à la réalisation de cette harmonisation avec le milieu.

Divers mouvements accentuent les types morphologiques fondamentaux, standard, allongé, globuleux, aplati verticalement ou horizontalement.

1. *Mouvements des appendices céphaliques.*

La dissimulation de la tête en temps que pôle antérieur de l'animal est assurée en partie par la pigmentation diurne des yeux d'une teinte identique à celle de l'ensemble de la livrée.

a) *Pièces buccales.*

Parfois, les pièces buccales sont vivement colorées (cas des Pseudophyllidae africains du genre *Zabalius* par exemple). Ces pièces buccales, lors de l'immobilisation, sont alors repliées. La tête penchée en avant les dissimule.

b) *Antennes.*

Les parties principales à dissimuler au niveau céphalique sont les antennes. Celles-ci sont souvent homochromes et peu visibles grâce au fait qu'elles sont annelées de plusieurs couleurs ternes, alternativement claires et foncées.

Les antennes sont fréquemment d'une extrême finesse, surtout chez les petites espèces de la famille des Phaneropteridae. A la moindre alerte, ces antennes sont agitées de mouvements tournants si rapides qu'un observateur humain cesse de les percevoir, et il en est peut-être de même pour les Oiseaux et les Primates prédateurs (*Gelatopoia bicolor*, *Plangia graminea*, *Plangia laminifera*).

Parfois les antennes sont vivement colorées, surtout au niveau proximal. Chez ces espèces, des mouvements très particuliers ramènent ces appendices en position ventrale.

— *Mouvement de courbure.* Un comportement de ramassage ventral des antennes s'effectue indépendamment pour les deux appendices, de la manière suivante : chaque antenne est saisie plus ou moins distalement par les pattes antérieures et les pièces buccales, et manipulée comme un cordage de navire, de façon à être amenée sous l'abdomen où elle se loge de manière rectiligne dans l'axe de corps. Ce comportement n'a été observé jusqu'alors que chez quelques espèces appartenant au genre *Morgenia* de la famille des Phaneropteridae. Chez ces espèces, les antennes, fines et souples, se caractérisent par leur coloration rose saumon assez vif tournant au brun vert à l'apex de l'antenne.

Ce comportement de ramassage des antennes sous l'abdomen comprend des séquences de manipulations des antennes par les appendices de la région antérieure qui ne sont pas sans analogie

avec les mouvements de nettoyage. Ceux-ci pourraient être à l'origine de ceux-là.

— *Mouvement de pliure.* La mise en place sous l'abdomen des antennes s'effectue aussi par pliure de ces appendices en un niveau privilégié. Une telle particularité se rencontre chez le Pseudophyllidae *Tomias stenopterus* (tribu des Phyllomimini).

Chez cet insecte, chaque antenne est amenée par les pattes antérieures latéralement puis ventralement. L'antenne se plie à environ un centimètre de son point d'insertion, niveau correspondant à celui atteint par les pattes antérieures lorsqu'elles sont en extension, tendues vers l'avant.

Les fines antennes de *Tomias stenopterus* sont d'un vert olive nuancé, plus clair à l'apex, puis rose proximale.

2. *Mouvements des pattes.*

Les pattes ont une configuration très variée selon les espèces. Elles sont, soit vertes ou brunes de la même teinte que le reste de la livrée, soit d'une teinte différente, en totalité ou en partie. Elles présentent parfois des zones peu visibles, grâce à une pigmentation annelée (*Catopthropteryx extensipes*).

Chez divers *Zabalius*, *Opisthodictus*, les pattes sont, à certains niveaux, vivement colorées en rose, saumon, rouge, violette, jaune ou noir brillant.

Les mouvements des pattes interviennent pour modifier les contours de la tête, ou accentuer la silhouette globale de l'insecte dans le sens du type morphologique fondamental.

a) *Tête.* La silhouette de la tête peut être modifiée par les pattes antérieures qui peuvent s'encaster dans les parties latérales de la tête et qui, parfois, sont garnies de dilatations (*Cymatomera argillata*).

b) *Silhouette globale.* Les pattes accusent parfois ce que la morphologie suggère déjà. Ainsi, dans les formes allongées et standard, les pattes sont tendues et ramenées parallèlement au corps, les antérieures vers l'avant, les postérieures vers l'arrière, augmentant d'autant la silhouette allongée.

Les espèces standard et gonflées, ainsi que certaines formes aplaties verticalement, chez lesquelles le profil de l'insecte est courbe, les pattes sont ramenées sous le corps mais pliées, de façon telle qu'elles n'augmentent pas la longueur totale du corps de ces animaux.

Chez une petite Phaneropteridae, probablement *Eurycorypha stylata*, les pattes postérieures sont complètement repliées, si bien que l'insecte ne peut plus les utiliser pour prendre appui sur le substrat, il reste alors en équilibre sur les pattes antérieures et moyennes.

Chez les espèces aplaties horizontalement, les pattes méso- et métathoraciques sont dissimulées sous les élytres (*Zabalius*, *Lagadores*, *Stenampyx*, etc.). Les coloris brillants se trouvent ainsi camouflés.

c) *Dissimulation des pattes*. Si elles n'ont pas de rôle défini dans la réalisation de l'apparence, les pattes sont, le plus souvent, dissimulées, soit simplement en étant ramenées ventralement à demi-pliées, soit tout contre le corps.

3. *Mouvements des élytres*.

Les élytres jouent un rôle primordial dans la réalisation de l'apparence. Outre leur forme, la nature de leur pigmentation et de leur ultrastructure, leur position contribue à donner à l'insecte telle ou telle silhouette.

Chez les formes classiques, les élytres droit et gauche s'affrontent sur la ligne dorso-médiane formant une manière de toit au-dessus de l'abdomen et éventuellement de l'oviscapte.

Chez la plupart des espèces, cette position n'est pas modifiée au cours de l'adoption de la position d'immobilisation. Mais chez les Pseudophyllidae de diverses tribus, un mouvement de pivotement des élytres à partir de leur point d'attache permet, à ceux-ci, de s'écarter latéralement et vers l'extérieur de leur position moyenne, ce qui a pour effet d'augmenter sensiblement la surface visible de l'insecte tout en diminuant en même temps sa hauteur. L'animal semble alors comme « plaqué » au substrat.

B. — COAPTATIONS MORPHOLOGIQUES ET PIGMENTAIRES.

L. CUENOT définit la coaptation comme un « ajustement réciproque de deux parties indépendantes d'un organisme animal, qui réalisent, par leur union, un appareil à fonction définie » (1926).

Des coaptations morphologiques et pigmentaires concourent à la réalisation de l'apparence d'animaux. Ces coaptations peuvent trouver leur place dans la classification de J. CORSET (1931) fondée sur le degré de perfection technique des organes coaptés, aussi bien que dans celle proposée par R. GAUMONT et coll. (1961) élaborée en fonction de la nature des organes coaptés : organes différents ou organes symétriques.

1. *Coaptations morphologiques*.

La coaptation la plus fréquente chez les sauterelles intéresse la tête et les pattes prothoraciques. Celles-ci, en position d'immobilité, se logent dans des sillons ménagés de part et d'autre de la tête (*Cymatomera argillata*).

2. *Coaptations pigmentaires* (correspondant aux « dessins coïncidents » de H.B. COTT (1940). Les figures 8 (1) à 8 (7) en donnent quelques exemples.

a) *Elytres et extrémité visible des ailes des Phaneropteridae*. Les ailes des Phaneropteridae sont généralement translucides, seule l'extrémité est pigmentée de la même manière que l'élytre. Parfois, les nervures de l'élytre trouvent un prolongement dans celles de l'apex de l'aile.

Un même phénomène est connu chez les Lépidoptères et consigné sous le terme de « règle d'Oudemans ».

b) *Pattes métathoraciques et flanc de l'insecte*. Chez *Pycnopalpa bicordata*, la partie proximale du fémur est marron-rouge foncé comme l'abdomen, la partie moyenne du fémur verte comme l'élytre, la zone d'articulation jaunâtre comme la tache de l'élytre.

c) *Lignes ornementales*. Des lignes claires ou sombres ornant la livrée de l'insecte peuvent courir d'une partie du corps à une autre. En voici quelques exemples :

Stilpnochlora marginella. Cette espèce est caractérisée par une double crête noire postérieure au pronotum. Cette ornementation est due à la différenciation de trois pièces différentes : 1) la limite postérieure du pronotum, et 2) l'épaule des deux élytres droit et gauche.

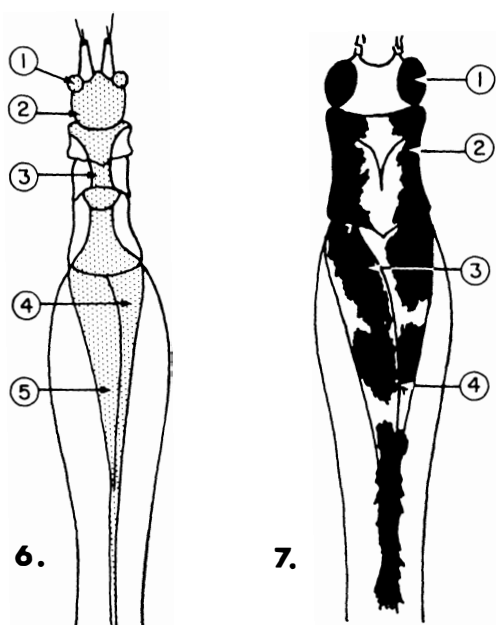
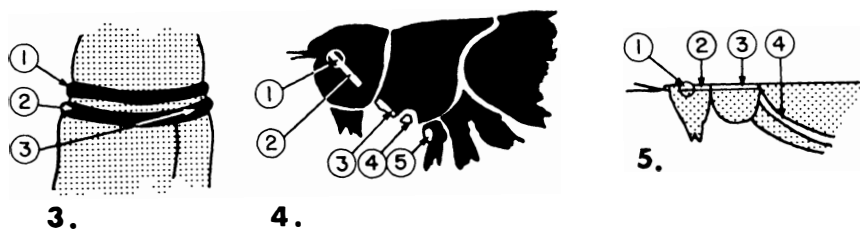
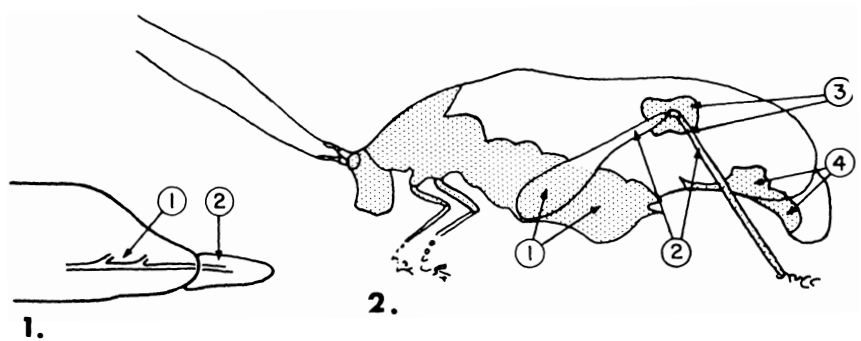
Philophyllia guttulata. Une bande transversale blanche barre antérieurement les faces latérales de cette espèce. Cette barre se compose de plusieurs plages pigmentaires alignées, réparties sur des organes différents : l'œil, la joue, les pleurs du pronotum, l'épistérne prothoracique, et le trochanter et coxa prothoracique.

Euthyrachis sp. Une fine ligne blanc crème court latéralement à travers la livrée verte d'*Euthyrachis*. Cette ornementation traverse : l'œil composé, la limite entre la joue et l'occiput en arrière de l'œil, la carène du pronotum, et la bordure antérieure de l'élytre.

d) *Zones pigmentaires diverses contrastant avec la livrée*.

Chez *Hexacentrus dorsatus*, l'ensemble de la livrée est verte, mais le dessous de la tête, les yeux, la partie centrale du dos, du thorax et la zone de recouvrement des élytres constituent un dessin brun roux très caractéristique.

La partie dorsale de la livrée verte de la femelle de *Myllocentrum stigmatosum* est agrémentée de taches noir d'encre de contours mal définis, au niveau des yeux, des arêtes du thorax, de la zone d'articulation des élytres ainsi que la ligne médiane d'affrontement dorsal des élytres.



Voir la légende page ci-contre

Les coaptations morphologiques et pigmentaires citées ci-dessus ne sont pas permanentes ; elles ne prennent toute leur signification que pour un certain agencement des organes les uns par rapport aux autres. Une telle position est prise lorsque l'insecte, inquiet, s'immobilise. Les caractéristiques morphologiques, pigmentaires, ultrastructurales et comportementales s'intègrent alors, réalisant pleinement l'harmonisation de ces insectes avec leur milieu.

C. — FUITE DISSIMULÉE.

La réaction à une perturbation dans le milieu extérieur, qui correspond au fait que l'animal-proie court le risque d'être repéré, se traduit soit par l'immobilisation dissimulatrice, soit par la fuite, soit par une parade d'intimidation. Parfois, la dissimulation ou la parade se combinent en un déplacement actif.

Deux de ces comportements ont pu être observés : les mouvements de marche avec va et vient (« rocking movement » ou « wind mimicry ») et les mouvements de marche lente ou marche décomposée. Ces modes de déplacements ne caractérisent que quelques espèces.

1. « *Wind mimicry* ». J'ai observé ce mouvement chez les espèces suivantes, en Afrique : *Azamia biplagiata* et *Arantia* sp., à Trinidad : *Stilpnochlora marginella* et *Cnemidophyllum citrifolium*.

COAPTATIONS PIGMENTAIRES

Figure 8 (1). — Coaptation entre aile (1) et élytre (2) chez un *Phaneropteridae* : *Stilpnochlora marginella*.

Figure 8 (2). — Coaptation chez *Pycnopalpa bicordata* en position de repos, 1 : entre l'abdomen et le fémur proximal, 2 : entre l'élytre et une partie des fémur et tibia, 3 : entre une tache de l'élytre et l'articulation fémur-tibia, 4 : entre une tache de l'élytre et une tache de l'aile.

Figure 8 (3). — Coaptation chez *Stilpnochlora marginella*. Double crête noire apparaissant, 1 : sur la limite postérieure du thorax, 2 : sur l'élytre gauche, 3 : sur l'élytre droit.

Figure 8 (4). — Coaptation chez *Philophyllia guttulata*. Bande transversale blanche répartie sur plusieurs organes, 1 : œil, 2 : joue, 3 : pleurs du pronotum, 4 : épistérne prothoracique, 5 : trochanter et coxa.

Figure 8 (5). — Ligne ornementale chez *Eutyrrachis* sp. traversant plusieurs organes, 1 : œil, 2 : limite joue-occiput, 3 : carène du pronotum, 4 : bord antérieur de l'élytre.

Figure 8 (6). — Pigmentation dorsale d'*Hexacentrus dorsatus* s'étendant sur, 1 : yeux, 2 : tête, 3 : zone médiane du thorax, 4 : triangle de recouvrement des élytres, 5 : limites postérieures des élytres.

Figure 8 (7). — Pigmentation dorsale de *Myloccentrum stigosum* intéressant, 1 : les yeux, 2 : les arêtes latérales du thorax, 3 : le bord interne de l'élytre gauche, 4 : le bord interne de l'élytre droit.

Ces espèces ont pour trait commun d'être parmi les plus volumineuses des Phaneropteridae.

2. *Marche lente ou décomposée.* Je n'ai rencontré ce type de déplacement que chez de très petites espèces chez lesquelles l'homochromie est extrêmement élaborée (*Plangia laminifera*, *Gelatopoia bicolor*). L'insecte progresse très lentement. Chaque patte est déplacée à son tour, d'un geste plein de précaution.

D. — COMPORTEMENT ET FACE PRÉFÉRENTIELLE.

En état d'immobilisation la position des appendices les uns par rapport aux autres, et par rapport au corps n'est pas laissé au hasard. D'une part des coadaptations morphologiques ou pigmentaires n'apparaissent comme telles qu'à ces moments ; d'autre part, la position des appendices modifie sensiblement l'allure générale de l'insecte.

Il s'avère que la disposition des appendices autour du corps favorise l'expressivité de telle ou telle face de l'insecte. Ainsi chez les espèces aplaties contre le substrat, tout concourt à augmenter l'aplatissement de l'animal, ainsi que la netteté du tracé ovoïde des contours. Chez les espèces du « type allongé », les pattes antérieures tendues vers l'avant, les postérieures vers l'arrière, accentuent l'aspect rectiligne de l'insecte. Chez les espèces du « type globuleux », ou « aplati verticalement » les pattes restent à demipliées et ne dépassent ni la tête, ni l'extrémité des appendices alaires. Ainsi les pattes dans ces deux derniers cas ne modifient pas le rendu imposé par la morphologie.

Chez les sauterelles du « type standard » la position des pattes de l'insecte immobile varie spécifiquement. Cette variation est révélatrice des tendances de chacune de ces espèces pourtant morphologiquement peu homotypiques vers des types plus différenciés. Ainsi, chez certaines espèces en état d'immobilisation, les pattes se tendent, dépassent la tête en avant et les ailes à l'arrière, de telle manière que la silhouette de l'insecte s'en trouve affinée, tendant vers le type « allongé ».

Chez d'autres espèces, les pattes restent pliées, collées au corps ; l'insecte dressé, tend vers le type « aplati » verticalement, favorisant le profil, réduisant au maximum l'aire de substantation. Dans ce cas, le comportement, réduit à l'adoption d'une attitude figée, réalise chez des espèces standard ce qui sera sculpté dans la morphologie d'espèces plus modifiées.

Cependant, l'examen de la forme ne permet pas de prévoir à tout coup le comportement d'immobilisation ; en effet, même lorsque le type est très différencié il peut arriver que le comportement altère ce que la morphologie suggère.

Le cas de l'espèce *Oxyaspis congensis* est particulièrement démonstratif à cet égard. Ce Pseudophyllidae, de la tribu des

Pseudophyllini, se caractérise comme l'ensemble des espèces de ce groupe sur le plan de la morphologie par un « aplatissement horizontal ». Or, lorsque cette sauterelle est en état d'alerte, elle s'immobilise, non pas en plaquant ses élytres contre le substrat, mais au contraire en les redressant comme les sauterelles-feuilles typiques de la famille des Phaneropteridae.

CONCLUSION

Lucien CHOPARD disait en 1949 dans son ouvrage sur le Mimétisme (p. 154) : « on ne sait malheureusement rien sur les habitudes des remarquables sauterelles-feuilles ». Or, il vient d'être précisé que les animaux dont les formes et les couleurs rappellent curieusement rhytidome, feuilles, brindilles ou gousses, sont également dotés de comportements qui, en cas de danger, accentuent leur ressemblance avec l'environnement végétal.

Il vient également d'être constaté que cette harmonie de couleurs et de silhouettes avec la végétation environnante ne se réalise avec plénitude qu'en plein jour. En effet, chez de nombreuses espèces, la pigmentation homochrome des yeux n'apparaît que pour une certaine intensité lumineuse. Par ailleurs, il faut noter que de nombreuses formes sont essentiellement nocturnes, l'activité acoustique qui débute à la tombée de la nuit en est un témoignage évident. En outre, la répartition chorologique des espèces montre que tel ou tel type morphologique de Tettigonioides est inféodé, de manière parfois assez stricte, à une forme de végétation bien précise, correspondant à la silhouette de l'animal : sauterelles-feuilles en forêt d'arbres à feuilles caduques, espèces allongées dans les strates herbacées composées de Monocotylédones.

Par ailleurs, il apparaît que les organes participant à la réalisation de l'apparence sont, chez les Tettigonioides, la face externe des élytres, le dessus de la tête et du thorax, ainsi que parfois les pattes. Là où s'exerce une fonction existe une différenciation correspondante. Or, les élytres, la tête et le thorax sont le support des variations de forme, de couleur et d'ultra-structure.

La distinction entre la « forme = représentation récapitulative » et la « forme = silhouette unitaire », amène à rechercher la, ou les faces préférentiellement au service de la fonction d'apparence. Les faits diffèrent selon les types morphologiques. Par exemple, les profils latéraux chez les espèces « aplaties verticalement », la surface dorsale chez les espèces « aplaties horizontalement » sont particulièrement différenciés à cet effet.

Chez les Tettigonioides, il apparaît en outre un passage progressif de l'homochromie au mimétisme. Il semble exister une corrélation entre le lieu de repos et la position prise sur le substrat

et le degré de perfectionnement de l'homochromie mimétique. Chez les espèces collées au support, ou enfouies sous le couvert végétal, l'homochromie, parfois doublée d'une homotypie semble être la règle, tandis que chez les espèces dressées sur le support, c'est-à-dire plus exposée, l'homochromie tend vers une imitation plus précise, parfois étonnamment fidèle, des feuilles du milieu végétal environnant.

Les formes massives et élancées sont les plus courantes chez les Orthoptères, les formes massives étant probablement plus primitives. Mais les types « aplatis » sont manifestement des différenciations secondairement acquises. Les types « globuleux » pourraient (?) ne correspondre qu'à une mutation simple portant sur le gauchissement des élytres.

Les mouvements liés à la position d'immobilisation sont les uns empruntés aux mouvements habituels accomplis dans des comportements de base (marche, palpation), d'autres sont tout à fait nouveaux et uniquement exécutés en vue de parfaire l'apparence de l'animal en état d'alerte comme, par exemple, l'écartement horizontal des élytres ou le repliement des antennes sous l'abdomen.

L'apparence telle qu'elle est réalisée chez les Tettigoniöidea ne semble pas étrangère à certaines caractéristiques du milieu de vie et de la biologie de ces insectes, à savoir :

1. les Tettigoniöidea sont inféodés à un *milieu végétal dense* qu'il soit de type herbacé ou arbustif ;
2. les Tettigoniöidea, du moins les formes adultes ailées, évoluent dans un *espace à trois dimensions* ;
3. le milieu de vie des Tettigoniöidea est chaque jour *largement pénétré par la lumière*.

*
**

En s'en tenant au groupe des Insectes Orthoptères, seuls les Tettigoniöidea présentent des différenciations aussi élaborées que diversifiées imparties à la réalisation de l'apparence.

Chez les Acridiens, la forme allongée domine. Les teintes les plus fréquentes sont les verts et les bruns. Ces insectes fréquentent essentiellement les strates herbacées bien éclairées de Monocotylédones. Mais une étude détaillée reste à faire, elle corroborerait sans doute les résultats présents.

Chez les Grillons, la forme est plutôt massive. Les teintes dominantes sont les bruns et les marrons. Ces insectes vivent essentiellement au sol. Ils volent peu ou pas du tout. Leur champ d'évolution est plan et de nature terreuse. Ils s'abritent souvent sous des souches, des pierres ou même, se creusent des abris. Ils sont fréquemment nocturnes.

Comme chez les Tettigoniöidea, la réalisation de l'apparence des Acridiens et des Grillons se confond avec les faits d'homochromie et d'homotypie.

Chez les Orthoptères cavernicoles, Gryllacrides et divers Gryllides, la forme est massive ou allongée (Y. LEROY, 1967). Les insectes se déplacent contre les parois des grottes. Celles-ci sont constamment obscures. Les troglophiles n'en sortent que la nuit. Les Orthoptères cavernicoles sont le plus souvent aptères. Chez ces formes, non seulement aucune différenciation dévolue à la réalisation d'une apparence n'est décelable, mais, qui plus est, les éléments primaires qui soutiennent habituellement ces différenciations ont régressé (les élytres en particulier) ou même disparu. L'absence de différenciation des enveloppes de ces organismes traduit la monotonie de leur milieu de vie : un monde aveugle et sans soleil.

Si on considère l'apparence comme une réalité en soi, on s'aperçoit que des éléments de niveaux biologiques différents, morphologiques, physiologiques, comportementaux interviennent en se complétant mutuellement pour réaliser ce que L. CUENOT (1941) appelle une coaptation anatomo-physiologique au sens global, dans laquelle, à chaque étape, se rencontrent des coaptations plus limitées (entre élytres et apex des ailes, pattes antérieures et tête, par exemple).

Par ailleurs, il s'avère que les faits d'homochromie et d'homotypie, intégrés à la réalisation de l'apparence, ne constituent qu'un aspect de l'adaptation des Tettigoniöidea au milieu végétal qui est le leur. Divers autres traits biologiques caractérisent également cette adaptation, tels les comportements alimentaire ou de ponte. Une étude comparée de ces comportements et de l'apparence montre que l'adaptation au milieu est plus ou moins accusée selon les espèces. Ce n'est qu'à travers quelques-unes qu'elle atteint son plus haut degré de spécialisation et de perfection.

SUMMARY

Five different morphological types can be distinguished among Tettigoniöidea (Orthoptera) : the « standard » type, the « vertical flat », the « horizontal flat », the « elongated » and the « spherical ». The last four help to conceal the insect within its environment. These morphological types are defined biometrically.

The resemblance to the surrounding vegetation is enhanced not only by a variety of colours, patterns and microstructures of the integument, but also by special behaviour patterns and coaptations (Cuénot, 1926).

This combination of morphological and behavioural features undoubtedly plays an important role in predator-prey relationships. The total physical characteristics of the prey is less important in terms of adaptation than is its manifest appearance.

BIBLIOGRAPHIE

- CHOPARD, L. (1949). — *Le Mimétisme*. Payot, Paris.
- CORSET, J. (1931). — Les coaptations chez les Insectes. *Bull. Biol. Fr. Belg., Suppl.* 13, 337 p.
- COTT, H.B. (1940). — *Adaptive Coloration in Animals*. London, Methuen.
- CUENOT, L. (1926). — Les Coaptations. *La Science Moderne*, 3 : 38-48.
- CUENOT, L. (1941). — *Invention et finalité en biologie*. Flammarion, Paris, 259 p.
- GAUMONT, R., CHARLANES, M. et MOREAU, R. (1961). — Remarques sur les coaptations de quelques insectes. *C.R. Acad. Sci., Paris*, 1218-1220.
- LEROY, Y. (1967). — Gryllides et Gryllacrides cavernicoles. *Ann. Spéléol.*, 22 : 659-722.
- LEROY, Y. (1971 a). — Parade d'un insecte Orthoptère africain : *Cymatomera argillata* Karsch (Tettigonioidea, Pseudophyllinae). *Rev. Comp. Animal.*, 5 : 65-69.
- LEROY, Y. (1971 b). — Etude au microscope électronique à balayage des oviscaptes des insectes Orthoptères Tettigonioidea : mise en évidence et description des unités structurales élémentaires de revêtement. *Forma et Functio*, 4 : 149-161.
- LEROY, Y. (1972). — Ultrastructure des téguments des surfaces apparentes chez les Sauterelles (Insectes Orthoptères Tettigonioidea). *Bull. Soc. Entomol. Fr.*, 77 : 180-190.
- OUDEMANS, J.Th. (1903). — Etude sur la position du repos chez les Lépidoptères. *Verh. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam II. Sect. Bd.* 10.
- PASSERON, R. (1962). — *L'œuvre picturale et les fonctions de l'apparence*. J. Vrin, Paris, 371 p.
- PIRLLOT, P. (1969). — *Morphologie évolutive des Chordés*. Les Presses de l'Université de Montréal, 1 068 p.
- VUILLAUME, M. (1968). — Pigmentations et variations pigmentaires de trois insectes : *Mantis religiosa*, *Sphodromantis viridis* et *Locusta migratoria*. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 102 : 147-232.

Adresse de l'auteur :

Laboratoire d'Acoustique Animale INRA
78350 Jouy-en-Josas.